

УДК 576.895.122 : 594.32 (268.46)

© 1995

РАЗЛИЧИЯ ЗАРАЖЕННОСТИ САМКОВ И САМЦОВ ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ
РОДОВ *LITTORINA* И *HYDROBIA* КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА
БЕЛОГО МОРЯ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД

А. И. Гранович, А. М. Горбушин

В 12 популяциях литоральных моллюсков родов *Hydrobia* и *Littorina* проведен паразитологический анализ. Установлено, что в некоторых случаях зараженность самцов и самок хозяев различается.

Детальный мониторинг сильнозараженных популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* в течение восьми лет позволил проследить динамику распределения паразитов по возрастным группам хозяев. Для наиболее массового вида трематод — *Microphallus piriformes* — это распределение среди самцов и самок хозяев различается. На основании данных о репродуктивной структуре популяций хозяев обсуждается биологический смысл конкретной „стратегии“ паразита во взаимоотношениях с разнополыми особями хозяина.

Исследования систем паразит–хозяин на популяционном уровне все чаще сопровождаются изучением гетерогенности популяции хозяина. Разнокачественность особей в популяции может быть одной из наиболее общих причин устойчивости паразитарной системы. К такому выводу приводят исследования генетической разнокачественности особей хозяина по признакам устойчивости к паразитам (Wakelin, 1978), определенная стратегия взаимоотношений с паразитами особей животных–хозяев разного возраста (Sousa, 1983), фенотипа (Сергиевский, 1986). Присутствие в популяциях раздельнополых организмов двух заведомо физиологически отличающихся групп особей — самцов и самок позволяет проводить дополнительный внутрипопуляционный паразитологический анализ.

Особенности зараженности самцов и самок имеют непосредственное отношение к системе воспроизводства популяции хозяина, а значит, и к механизмам, обеспечивающим устойчивость паразитарной системы. С другой стороны, дифференциальная зараженность полов имеет не только паразитологическое значение. Рассматривая паразитов как экологический фактор, действующий на популяции хозяина, можно использовать зараженность как инструмент исследования физиологических особенностей самцов и самок. Несомненна важность таких данных и для оценки экологической разнокачественности полов.

Данные по различной зараженности самцов и самок имеют отрывочный характер и являются как бы побочным результатом паразитологического исследования популяции хозяина. С этим связано и почти полное отсутствие попыток представить последствия дифференциального заражения полов для популяции хозяев. Очевидна необходимость специального рассмотрения воздействия паразитов на особи разного пола в природных популяциях.

Один из возможных подходов к решению этой задачи представлен в настоящей работе. Для анализа выбраны системы: литоральные моллюски родов *Littorina* и

Hydrobia и паразитирующие в них партениты трематод. Выбор этих систем обусловлен рядом методических преимуществ: высокой плотностью поселения, относительно небольшой подвижностью моллюсков и четкой ограниченностью их местообитаний (литоральная зона). Кроме того, важно, что в литоральных моллюсках паразитирует большое количество видов трематод. Это дает возможность анализировать различные паразитарные системы, в состав которых входит один и тот же хозяин. Наконец, интересным представляется рассмотрение взаимодействий в паразитарных системах, образованных совместнообитающими близкими видами хозяев. В нашем случае это пары видов: *L. saxatilis*—*L. obtusata* и *H. ulvae*—*H. ventrosa*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в 1982–1989 гг. в Кандалакшском заливе Белого моря (районы губы Чупа и Северного Архипелага). Проанализирована зараженность популяций четырех видов литоральных моллюсков.

Littorina saxatilis (Oliv) обитает на каменистой литорали, занимая нижнюю и среднюю ее зоны. В Белом море плотность поселения обычно 1–3 тыс./кв. м. Продолжительность жизни достигает 8–9 лет. Раздельнополы, возраст начала размножения 2–3 года. Для этого вида характерно яйцекиворождение, планктонная стадия в жизненном цикле отсутствует.

L. obtusata (L.) населяет зону фукоидов каменистой литорали. Плотность поселения около 1.5 тыс./кв. м. Раздельнополы, размножение начинается в возрасте 3–4 лет. Характерно прямое развитие без планктонной личиночной стадии. Кладки на талломах макрофитов. Продолжительность жизни в Белом море может превышать 10 лет.

Hydrobia ulvae (Pennant) обитает на илистой и илисто-песчаной литорали, занимая верхний, средний и нижний горизонты. Плотность поселения достигает 10–13 тыс./кв. м. Продолжительность жизни в районе исследования 3–3.5 года. Размножение начинается в возрасте 1 год. Кладки откладывают на поверхность твердых предметов: камни, крупные песчаники, раковины моллюсков. Имеется личиночная планктонная стадия.

H. ventrosa Montagu в районе исследования встречается в опресненных местообитаниях (эстуарии рек, губы, заливные озера). Обитает в литоральных ваннах, расположенных на верхнем и среднем горизонтах литорали. Плотность поселения достигает 10 тыс./кв. м. Продолжительность жизни в районе исследования 1.5–2 года. Раздельнополы. Размножение начинается в возрасте 1 год. Кладки откладывают на поверхность твердых предметов. Характерно прямое развитие без планктонной личиночной стадии. Вид недавно описан в Белом море (Горбушин, 1992).

В 6 обследованных точках (популяциях) производили единовременные сборы моллюсков, в одной точке работали ежегодно в течение 8 лет. В последнем случае сборы проводили каждый год приблизительно в одно и то же время (август), чтобы избежать возможного искажения многолетних данных за счет сезонной динамики зараженности. Краткая характеристика сборов приведена в табл. 1.

Пробы брали по стандартной методике при помощи рамки 1/40 кв. м. На каменистой литорали в каждой точке брали ряд площадок во время отлива от нуля глубин до верхней границы пояса фукоидов; на илистой литорали пробы брали с верхнего (зона *Aster*) и среднего (зона *Fucus*) горизонтов. С каждой стандартной площадки моллюсков собирали количественно. Данные по одной популяции моллюсков представляют из себя объединение ряда площадок. Для каждого моллюска определяли возраст (по кольцам, маркирующим зимнюю остановку роста) (Горбушин, 1992).

Таблица 1
Характеристика сборов моллюсков

Table 1
Description of the snails's samples

Популяция	Дата	Тип литорали	Характер сборов	Вид моллюсков
Сухая салма № 1	16.08.89	Илистая	Единовременный	<i>H. ulvae</i>
Сухая салма № 2	26.08.89	Тот же	Тот же	<i>H. ulvae</i> <i>H. ventrosa</i>
Заливное озеро (Левин наволок)	10.08.89	" "	" "	<i>H. ventrosa</i>
О. Иванов	9.06.84	Каменистая	" "	<i>L. saxatilis</i> <i>L. obtusata</i>
Бухта Круглая	27.08.84	Тот же	" "	Те же
Восточный берег о. Ряжкова	16.08.83	" "	" "	" "
Западная коса южной губы о. Ряжкова	08.82–08.89	" "	Многолетний	" "

шин, 1993), затем всех моллюсков, кроме сеголетков (а для литторин всех старше одного года), вскрывали. Определяли пол и зараженность trematodами (вид паразита и степень его зрелости). Для определения вида паразитов использовались работы Подлипаева (1979), Галактионова (1983, 1984) и Деблока (Deblock, 1980). Вскрытие вели под бинокулярным микроскопом МБС-9.

При обработке материала по зараженности самцов и самок и соотношению полов использовали стандартные методы одномерной статистики. Оценку достоверности воспроизведения различий зараженности самцов и самок за восемьмилетний период (популяция Западной косы Южной губы о. Ряжкова) проводили при помощи Т-критерия Уилкоксона (Лакин, 1990) отдельно по возрастным группам моллюсков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ зараженности самцов и самок проведен в нескольких популяциях моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia*. Зараженность моллюсков различными паразитами неодинакова: экстенсивность инвазии варьирует от нескольких процентов до десятков процентов. Кроме того, в разных популяциях хозяев зараженность одним и тем же паразитом может сильно различаться (табл. 2, 3).

Прежде всего необходимо отметить, что качественные различия в зараженности самцов и самок у всех четырех видов хозяев отсутствуют. Некоторые виды trematod в пределах одной популяции хозяина обнаружены только в самцах или только в самках (табл. 3). Однако эти случаи связаны с очень низкой экстенсивностью инвазии (до 5 %) и, очевидно, обусловлены недостаточным объемом выборки. В то же время наблюдаются некоторые количественные различия в зараженности моллюсков разного пола. Так, для одной из популяций *H. ventrosa* показана тенденция к большей зараженности самок trematodами *Bunocotyle progenetica* и *Notocotylus* sp. Эта тенденция статистически значимо проявляется при рассмотрении общей зараженности (суммарно всеми видами trematod) (табл. 2).

Количественные различия в зараженности полов проявляются и в одной

Таблица 2
Экстенсивность инвазии (P %) самцов и самок моллюсков родов *Hydrobia* и *Littorina*.
Данные единовременных сборов

Table 2. Infection rate (%) of snails by trematodes in *Hydrobia* populations

Место обитания	Пол	<i>Bunocotyle progenetica</i>	<i>Cryptocotyle</i> sp.	<i>Noto-cotylus</i> sp.	<i>Microphallus claviformis</i>	Сумма	Объем выборки
<i>Hydrobia ulvae</i>							
Сухая салма, пло- щадка № 1	M	1.3	25.0		19.4 ***	45.7 ***	379
	F	1.3	19.6		7.2	28.1	
Сухая салма, пло- щадка № 2	M	4.6	3.8		0.8	9.2	294
	F	2.4	3.6		2.4	8.4	
<i>Hydrobia ventrosa</i>							
Заливное озеро	M		4.2	13.7		17.9	202
	F		7.5	11.7		18.7	
Сухая салма, пло- щадка № 2	M	3.5		17.5		21.0 ***	189
	F	7.5		25.7		33.2	

Примечание. Здесь и в табл. 3: М – самцы, F – самки; звездочки – статистически значимые различия зараженности полов ($P < 0.05$).

Таблица 3
Зараженность (%) третмодами самцов и самок в популяциях моллюсков рода *Littorina*

Table 3. Infection rate (%) of snails by trematodes in *Littorina* populations

Место обитания	Пол	<i>Microphallus piriformes</i>	<i>M. pigmaeus</i>	<i>M. pseu-dopigmeus</i>	<i>M. triangulatus</i>	<i>Podo-cotyle atomon</i>	<i>Cryptocotyle lingua</i>	<i>Himasthla</i> sp.	<i>Renicola</i> sp.	Сумма	Объем выборки
<i>Littorina saxatilis</i>											
Губа круглая	M	3					4.6			3.0	174
	F	–								4.6	
О. Иванов	M	1.9					3.7			5.6	110
	F	3.6	7.1	1.8						10.6	
Восточный берег	M	12.1								12.1	155
O. Ряжков	F	9	1.1	1.1	1.1	2.2	1.1			15.6	
<i>Littorina obtusata</i>											
Губа круглая	M	1	1.3				1.3			3.6	129
	F	3.8	1.9							5.7	
O. Иванов	M	1.7	2.1	0.4			1.7			5.9 ***	468
	F		1.3				0.9			3.1	
Восточный берег	M	3.4	5.2	5.2						13.8	101
O. Ряжков	F	14	4.7	2.3			2.3			25.6	

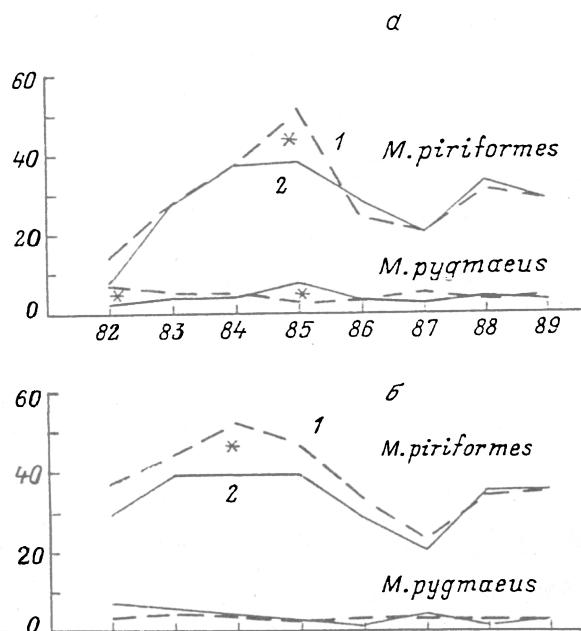


Рис. 1. Экстенсивность инвазии (трематодами *M. piriformes* и *M. pygmaeus*) самцов и самок *L. obtusata* (а) и *L. saxatilis* (б) в популяциях Западной косы Южной губы о. Ряжкова. Данные за восьмилетний период.

1 — самки; 2 — самцы; звездочка — статистически значимые различия зараженности ($P < 0.05$); по оси абсцисс — годы; по оси ординат — экстенсивность инвазии (%).

Infection rate of *L. obtusata* (а) and *L. saxatilis* (б) males and females in populations of western spit of south inlet, Riazhkov Island for 8 years.

из популяций *H. ulvae*: анализ распределения trematod *Microphallus claviformes* выявляет более высокую экстенсивность инвазии самцов. Соответственно такие же различия наблюдаются и по общей зараженности. В другой обследованной популяции этого вида хозяев никаких различий инвазии самок и самцов не обнаружено.

В слабозараженных популяциях литторин (табл. 3) достоверных различий в зараженности полов не выявляется. Лишь в одном случае экстенсивность инвазии самцов статистически значимо превосходит зараженность самок (*L. obtusata* — о. Иванов), однако и здесь эта особенность проявляется только при анализе общей зараженности.

Заметим, что те количественные различия в зараженности полов, которые отмечены для одних популяций данного вида хозяина, отсутствуют в других. Такое случайное на первый взгляд проявление различий, по-видимому, отражает динамические процессы в системе паразит—хозяин. Данные, полученные для популяций *L. obtusata* и *L. saxatilis* Западной косы Южной губы о. Ряжкова в течение 8 лет, позволяют рассматривать взаимоотношения в паразит—хозяинской системе в многолетней динамике.

Зараженность моллюсков большинством видов trematod (*Podocotyle atomon*, *Renicola* sp., *Himasthla* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Notocotylus* sp., *Microphallus* sp., *M. triangulatus*, *M. pseudopygmaeus*) за восьмилетний период остается постоянной и различий в экстенсивности инвазии самцов и самок не наблюдается. Необходимо отметить, что все перечисленные паразиты встречаются с невысокой частотой

Таблица 4

Устойчивость различий в зараженности самцов и самок литторин разного возраста за восьмилетний период в популяции Западной косы Южной губы о. Ряжкова (1982–1989)

Table 4. Stability of differences in infection rate among Littorina males and females of different age groups for 8 years (Western spit of south inlet, Riazhkov island 1982–1989)

Зарождение	Возрастная группа моллюсков	<i>L. saxatilis</i>	<i>L. obtusata</i>	Характер различий
<i>Microphallus piriformes</i>	2–3 года	P < 0.05	P < 0.05	Более высокая зараженность самок
	4–5 лет	P < 0.05	P < 0.05	Различия отсутствуют
	6–10 лет	P < 0.05	P < 0.05	Тот же
Эмбриональные стадии микрофаллид группы „Pygmaeus”	2–3 года	P < 0.05	P < 0.05	” ”
	4–5 лет	P < 0.05	P < 0.05	” ”
	6–10 лет	P < 0.05	P < 0.05	” ”

(зарожденность не более 5 %). Лишь *M. piriformes* и *M. pygmaeus* обусловливают более высокую зарожденность хозяев. Встречаемость *M. pygmaeus* относительно стабильна за восьмилетний период. Это касается обоих видов хозяев (рис. 1). Анализ данных по зарожденности самцов и самок литторин подтверждает предположение о динамичности различий в одной и той же популяции. Так, данные по *L. obtusata* свидетельствуют: в 1982 г. экстенсивность инвазии самок выше, чем самцов; в 1985 г., наоборот, экстенсивность инвазии самцов оказывается больше. В остальные годы статистически значимой разницы нет. Вовсе не обнаружены такие различия для популяции *L. saxatilis*. Отметим, что зарожденность моллюсков *M. pygmaeus* невелика и не превышает в этих популяциях 10 %.

Значительно большее воздействие на популяции *L. saxatilis* и *L. obtusata* оказывает *M. piriformes*. Зарожденность этим видом достигает в некоторые годы 50 %. Кроме того, в отличие от других обнаруженных трешматод, экстенсивность инвазии этим видом подвержена существенной динамике. Значения зарожденности изменяются год от года более чем в два раза. Динамика зарожденности этим видом сходна для обоих совместно обитающих видов хозяев (рис. 1, а, б). Наблюдается увеличение инвазии с 1982 по 1984–1985 гг., затем падение уровня зарожденности в 2–3 раза к 1987 г., затем снова повышение экстенсивности инвазии. Зарожденность *M. piriformes* самцов и самок в популяциях изменяется синхронно; лишь в годы пика инвазии наблюдается повышенная зарожденность самок (для *L. obtusata* – 1985 г., для *L. saxatilis* – 1984 г.).

Более детально проанализировать характер различий в зарожденности полов позволяют данные распределения паразитов по возрастным группам хозяев. Это распределение неравномерно и динамично. Зарожденность моллюсков сходного возраста в разные годы сильно отличается. В то же время можно отметить некоторые общие тенденции распределения паразитов по возрастным группам самцов и самок. Во-первых, это более высокая зарожденность самок среди литторин младших возрастных групп (2–5 лет – у *L. obtusata* и 2–4 года – у *L. saxatilis*). Во-вторых, нивелировка различий в экстенсивности инвазии полов среди моллюсков среднего возраста (6–7 лет – у *L. obtusata* и 5 лет – у *L. saxatilis*). Эти особенности проявляются именно как тенденция; данные по каждому году в отдельности не позволяют обосновать их статистически значимо. Однако суммарный тест значимости, рассчитанный по материалу 1982–1989 гг., убедительно свидетельствует

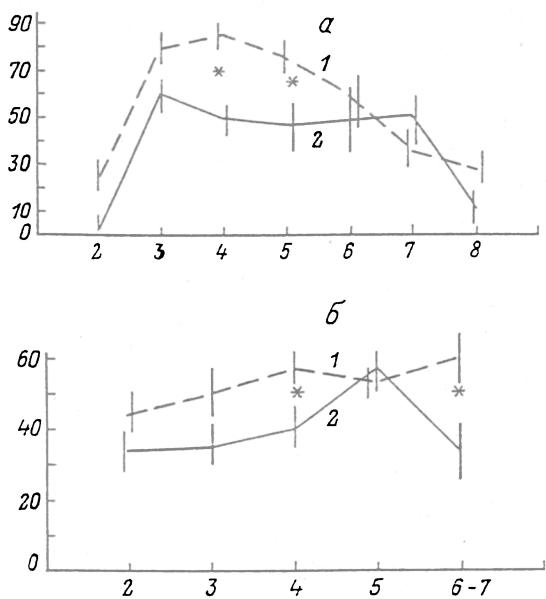


Рис. 2. Экстенсивность инвазии третмододами *M. piriformes* разновозрастных самцов и самок в популяциях *L. obtusata* (1985 г.) (а) и *L. saxatilis* (1984 г.) (б). Западная коса Южной губы о. Ряжкова.

По оси абсцисс — возраст моллюсков (годы); по оси ординат — экстенсивность инвазии (%). Обозначения такие же, как на рис. 1.

Infection of different-ages males and females of *L. obtusata* (1985) (a) and *L. saxatilis* (1984) (b) by trematodes *M. piriformes*. Populations of western spit of south inlet, Riazhkov Island.

об их воспроизводимости ($P < 0.05$ для обоих видов хозяев; табл. 4). Более того, в годы с максимальной зараженностью (1985 г. — для *L. obtusata* и 1984 г. — для *L. saxatilis*) различия в экстенсивности инвазии полов становятся более отчетливыми (рис. 2, а, б), но характер их не изменяется: зараженность молодых самок достоверно превышает экстенсивность инвазии самцов. Среди более старших моллюсков разница зараженности полов отсутствует.

Некоторые особенности имеет зараженность наиболее старших возрастных групп хозяев. Снижение экстенсивности инвазии старых самцов, проявляющееся в годы максимальной зараженности (рис. 2, а, б), приводит к выявлению еще одной „возрастной“ особенности. Среди наиболее старых моллюсков в эти годы зараженность самцов несколько ниже, чем самок. Несмотря на то что такое различие статистически значимо определяется в 1984 г. для популяции *L. obtusata*, считать его устойчивой многолетней тенденцией распределения паразитов нет оснований. Суммарный тест значимости, выполненный для этой возрастной группы, не дал положительного результата ни для *L. saxatilis*, ни для *L. obtusata*. Более того, в популяции *L. obtusata* в 1988 г. зафиксированы и обратные соотношения зараженостей: экстенсивность инвазии самцов этой возрастной группы статистически значимо выше, чем у самок.

Кроме распределения инвазионных стадий паразитов проанализирована также зараженность хозяев незрелыми стадиями микрофаллид группы „*rugtaeus*“. Данные по зараженности этой группой паразитов свидетельствуют об отсутствии каких-либо особенностей в зараженности самцов и самок литторин (табл. 4).

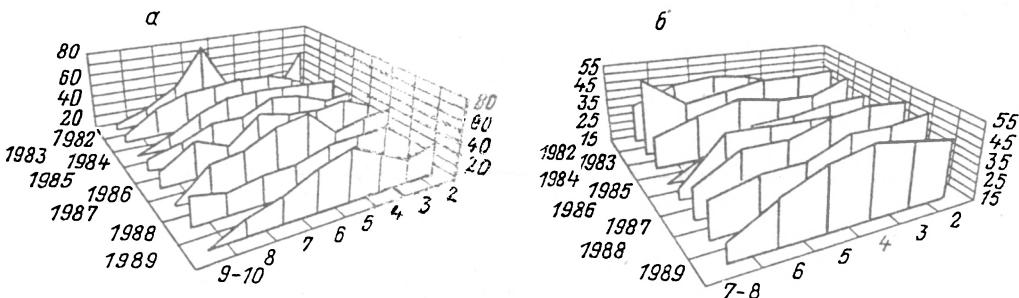


Рис. 3. Соотношение полов (доля самцов) в разных возрастных группах *L. obtusata* (а) и *L. saxatilis* (б). Популяции Западной косы Южной губы о. Ряжкова 1982–1989 гг.

По оси абсцисс – возраст (годы); по оси ординат – доля самцов (%); по оси z – годы.

Sex ratio (%) of males in different age groups of *L. obtusata* (а) and *L. saxatilis* (б) populations; Western spit of south inlet, Riazhkov Island 1982–1989.

Изменение соотношения зараженности самцов и самок с возрастом может иметь значение для воспроизведения популяции моллюсков. При этом необходимо учитывать паразитарную кастрацию литторин, зараженных *M. piriformes*. Различия в экстенсивности инвазии полов, следовательно, представляют как „сдвиг” соотношения полов в популяции (точнее в реально воспроизводящей ее части). Характер такого воздействия на популяцию хозяина невозможно оценить, не рассматривая соотношение полов в сильно зараженной популяции литторин и изменение этого показателя с возрастом.

Данные по поселениям *L. obtusata* и *L. saxatilis* Западной косы Южной губы о. Ряжкова свидетельствуют о том, что соотношение полов – относительно устойчивый показатель. Колебания его за восьмилетний период составляют 36.8–42.9 % самцов в популяции *L. obtusata* и 38.1–47.6 % самцов в популяции *L. saxatilis*. Стабильно воспроизводящимися год от года оказываются и возрастные особенности соотношения полов (рис. 3, а, б). Для обоих видов литторин наиболее характерная особенность – снижение доли самцов среди моллюсков старших возрастных групп. Это снижение более плавное или более резкое (в разные годы исследования) становится значительным в возрастных группах старше 5 лет. В результате среди самых старших моллюсков нередко доля самцов уменьшается более чем в 2 раза по сравнению с младшими возрастными группами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Значительное количество данных свидетельствует о неравномерности распределения инвазии в популяциях моллюсков – промежуточных хозяев trematod. В то же время информация о зараженности самцов и самок моллюсков ограничена как по количеству исследованных объектов (паразитарных систем), так и по детальности данных. Большинство исследований касается зараженности самцов и самок безотносительно возрастной специфики распределения инвазии, причем зачастую указывается суммарная зараженность всеми найденными видами trematod.

Для конкретных систем моллюски–трематоды можно найти примеры всех возможных вариантов: отсутствие различий в зараженности полов (Чубрик, 1966; Hughes, Answer, 1982), более высокая зараженность самок (Чубрик, 1966), более высокая зараженность самцов (Галактионов, Добровольский, 1984). Отрывочность

и неоднозначность данных заставляет авторов, как правило, ограничиваться констатацией фактов и отказываться от анализа причин дифференциальной зараженности полов и ее последствий для популяции хозяина.

Приведенные результаты, включающие данные по двум парам близких видов хозяев со своим комплексом паразитов каждая, позволяют более детально рассмотреть вопрос о различиях зараженности самцов и самок хозяев. Прежде всего необходимо еще раз отметить отсутствие качественных различий паразитофауны самцов и самок. Это характерно как для популяций хозяев с высокой экстенсивностью инвазии, так и для слабозараженных. Таким образом, физиологическая и экологическая разнокачественность полов на этом уровне не проявляется.

Значительно более сложную картину дает исследование количественных различий зараженности. Общий вывод, который можно сделать на основе рассмотренных данных: различия в зараженности самцов и самок имеют динамичный характер. Иными словами, многолетняя (а возможно, и сезонная) динамика зараженности самцов и самок в популяции хозяина не всегда совпадает. Однозначно об этом свидетельствуют данные по популяциям литторин Западной косы Южной губы о. Ряжкова. Зараженность самцов и самок *L. obtusata* и *L. saxatilis* микрофаллидами группы „рудтаeus“ в некоторые годы достоверно различается (самки заражены сильнее), в последующие годы различия исчезают. В случае с *M. piriformes*, экстенсивность инвазии которым существенно изменяется год от года, можно отметить совпадение статистически значимых различий зараженности полов и пика экстенсивности инвазии популяции хозяев.

Отражением такой динамичности, по-видимому, являются данные единовременных сборов: различия зараженности полов не воспроизводятся в разных популяциях одного вида хозяев. Об этом свидетельствуют данные по экстенсивности инвазии *H. ulvae* и *H. ventrosa*.

Вывод о различной динамике зараженности самцов и самок в популяциях хозяина сам по себе важен. Однако он имеет очень общий характер и поэтому малоинформативен. Для понимания конкретных механизмов взаимодействия паразит–хозяин на популяционном уровне необходим более детальный анализ, включающий исследования зараженности самцов и самок разных возрастных групп.

Данные о зараженности третматодами разновозрастных самцов и самок в популяциях моллюсков крайне ограничены. Примером могут служить, пожалуй, лишь работы Галактионова и Добровольского (1984, 1985). К счастью, в их исследованиях использована та же паразитарная система: моллюски рода *Littorina*—микрофаллиды группы „рудтаeus“. Это позволяет провести сравнительный анализ полученных данных и сделать некоторые обобщающие заключения.

Анализ размерно-возрастных особенностей зараженности самцов и самок проведен для *L. rufa* (= *L. saxatilis*) (популяции Карского, Баренцева и Белого морей) и *L. nigrolineata* (Баренцево море). Авторы не обнаружили различий экстенсивности инвазии среди наиболее мелких (молодых) литторин. Сходные данные получены для разных популяций *L. saxatilis* (по разовым сборам) и для популяций *L. nigrolineata*.

В системе литторины—микрофаллиды группы „рудтаeus“ самоочищение хозяев от паразитов маловероятно. В связи с этим авторы резонно считают возможным объяснением наблюдаемых различий более быстрое „накопление“ инвазии среди самцов, связанное с их меньшей устойчивостью к заражению третматодами.

Наши данные, представляющие возрастные особенности зараженности полов в системах литторины—*M. piriformes* в сильно зараженной популяции хозяина, дают иную картину. Различия экстенсивности инвазии самцов и самок (более высокая

зараженность самок) связаны, наоборот, с более молодыми моллюсками. Среди старших хозяев эти различия исчезают.

Формирование характерного распределения *M. piriformes* по возрастным группам хозяев может определяться соотношением двух противоположно направленных факторов: дозаражением (поступлением инвазионного начала в популяцию хозяина) и различной смертностью зараженных и здоровых особей. Для моллюсков разных возрастных групп это соотношение может меняться (Гранович и др., 1987). Приведенные данные заставляют признать, что соотношение этих факторов для самцов и самок разного возраста также неодинаково. Дозаражение моллюсков *M. piriformes* можно приблизительно оценить, рассматривая экстенсивность инвазии литторин незрелыми стадиями развития микрофаллид группы „рудтаеус” (точнее спороцистами, еще не сформировавшими инвазионных для окончательного хозяина метацеркарий). Характерно, что в данном случае полностью отсутствуют различия по зараженности между самцами и самками разных возрастных групп.

Остается предположить, что неравномерность экстенсивности инвазии самцов и самок определяется различиями в их смертности во время более поздних этапов развития паразитов. Очевидно, смертность зараженных самок младших возрастных групп (2–4 года) несколько выше, чем у самцов. Это приводит к выравниванию экстенсивности инвазии. Косвенным доказательством тому служит некоторое уменьшение относительного количества самок в этих возрастных группах, год от года наблюдаемое в популяции *L. obtusata* (рис. 3, а). Заметим, что вопрос о причинах повышенной зараженности самок младшего возраста остается открытым и требует специальных детальных исследований.

Важно, что описанные выше различия зараженности самцов и самок, касающиеся более молодых моллюсков, воспроизводятся в последовательные годы в популяциях двух близких видов хозяев. Это позволяет считать их общим следствием взаимодействия популяций литторин и *M. piriformes*. Значительная динамика зараженности и возрастной структуры популяций хозяев (Сергиевский и др., 1991) за время исследования не искажает характер закономерности. Она становится более отчетливой в годы максимальной экстенсивности инвазии и просматривается на уровне тенденции при меньшей зараженности.

Другие особенности дифференциальной зараженности полов, связанные с наиболее старшими возрастными группами, проявляются лишь в отдельные годы; они неоднозначны. Эти временные различия, по-видимому, определяются динамичностью возрастной структуры популяции и „наложением” на нее многолетней динамики зараженности.

Моллюски, зараженные *M. piriformes*, подвергаются полной паразитарной кастрации. Это может иметь прямые последствия для воспроизводства популяции хозяев. Особенности распределения паразитов по возрастным группам самцов и самок, по-видимому, имеют биологический смысл для популяции хозяина и системы паразит–хозяин в целом. Очевидно, в популяции хозяина имеется некоторый „возрастной оптимум” животных, участвующих в размножении. У самцов он приходится на более молодые возрастные группы, чем у самок. Этому предположению полностью соответствуют данные размерного состава литторин в копулирующих парах (Сергиевский, 1983): как правило, более крупной (старшей) в парах оказывается самка. Соответственно и средний возраст участия в размножении выше у самок. Это своеобразное „разделение труда” разновозрастных самцов и самок хорошо соответствует наблюдаемому изменению соотношения полов у обоих видов хозяев с возрастом. Доля самцов максимальна именно среди литторин младшего и среднего возрастов. Соответственно объяснимо и резкое уменьшение относительного количества самцов среди наиболее старых особей. Смертность этих наименее значимых в репродуктивном отношении особей, по-видимому, выше.

В сильно зараженной популяции хозяина паразиты (*M. piriformes*) „встраиваются” в имеющуюся систему воспроизводства, сохраняя ее особенности. Соотношение экстенсивности инвазии благоприятствует молодым самцам и самкам среднего возраста, составляющим основу воспроизводства популяции литторин (Гранович, Сергиевский, 1990).

Сходный биологический смысл обсуждается в упоминавшихся выше работах Галактионова и Добровольского (1984, 1985). Характер различий экстенсивности инвазии в приводимых ими данных отличен от наших, однако общий вывод сведен: максимальное сохранение воспроизводства популяции хозяина за счет использования паразитами наименее значимых в репродуктивном отношении групп особей. Возможно, приводимые авторами данные представляют еще один тип взаимоотношений на популяционном уровне в той же паразитарной системе.

Особо необходимо подчеркнуть сходство систем, образованных двумя видами хозяев с *M. piriformes*. Оно проявляется, во-первых, в синхронной многолетней динамике инвазии; во-вторых, в сходных изменениях соотношения полов с возрастом; в-третьих, в одинаковых тенденциях изменения зараженности самцов и самок с возрастом.

Приведенные данные по нескольким системам с более подробным анализом двух близких систем на популяционном уровне позволяет сделать наиболее общий вывод о высокой степени интеграции популяций паразита и хозяина. Важная роль в этом может принадлежать неравномерному распределению инвазии между самцами и самками. Эта неравномерность в случае высокой экстенсивности инвазии популяции хозяина и паразитарной кастрации особей хозяина (литторины—*M. piriformes*), по-видимому, имеет компенсаторные черты: паразиты встраиваются в структуру популяции хозяина так, чтобы минимально снижать ее воспроизводство и обеспечивать существование паразит–хозяинской системы.

Очевидно, что в каждом конкретном случае распределение паразитов может иметь свои особенности. Это определяет необходимость подробного исследования каждой системы на популяционном уровне.

Список литературы

- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы „pygmaeus” // Вест. ЛГУ 1983. Т. 15. С. 20–30.
Галактионов К. В. Микрофаллиды группы „pygmaeus”, описание вида *Microphallus triangulatus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ 1984. Т. 3. С. 5–11.
Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов trematod на примере микрофаллид группы „pygmaeus” (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 8–41.
Галактионов К. В. Зараженность самцов и самок моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Prosobranchia) партенитами trematod на побережье Баренцева моря // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 213–219.
Горбушин А. М. О видовом составе моллюсков рода *Hydrobia* (Gastropoda, Prosobranchia) в Белом море // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 9. С. 47–56.
Горбушин А. М. Строение и механизм образования линий зимней остановки роста на раковине *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia) Белого моря // Зоол. журн. 1993. Т. 72, Т 11. С. 29–34.
Гранович А. И., Михайлова Н. А., Сергиевский С. О. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* партенитами trematod // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 721–729.
Гранович А. И., Сергиевский С. О. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Olivii) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 8. С. 32–41.
Лакин Г. Ф. Биометрия. 4-е изд. М.: В. шк., 1990. 348 с.

- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод лitorальных моллюсков Восточного Мурмана // Экологическая и экспериментальная паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 47–101.
- Сергиевский С. О. Выбор партнера для спаривания в популяциях беломорского лitorального моллюска *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia) // Вест. ЛГУ. 1983. Т. 21. С. 22–27.
- Сергиевский С. О. Различие в зараженности партенитами трематод особей разных фенотипов у лitorального моллюска *Littorina obtusata* // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 1. С. 61–66.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* в Белом море // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Л.: ЗИН АН СССР. 1991. С. 79–126.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Тр. ММБИ. 1966. Вып. 10. С. 78–159.
- Deblock S. Inventaire des trematodes larvaires parasites des mollusques *Hydrobia* (Prosobranches) des côtes de France // Parassitologia. 1980. Т. 22. Р. 1–105.
- Hughes R. N., Answer P. Growth, spawning and trematode infection of *Littorina littorea* (L.) from exposed shore in North Wales // J. Moll. Stud. 1982. Vol. 48. Р. 321–330.
- Sousa W. P. Host life history and the effect of parasitic castration on growth a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73. Р. 273–296.
- Wakelin D. Genetic control of susceptibility and resistance to parasitic infection // Advanc. in Parasitol. 1978. Vol. 16. Р. 219–308.

Санкт-Петербургский Государственный Университет,
199034

Поступила 10.12.1994

DIFFERENCES IN THE TREMATODE PARTHENITE INFECTION RATE IN MALES
AND FEMALES OF THE LITORAL SNAIL GENERA *LITTORINA* AND *HYDROBIA*
IN THE KANDALAKSHA BAY OF WHITE SEA

A. I. Granovich, A. M. Gorbushin

Key words: infection rate, Trematoda, *Littorina*, *Hydrobia*

SUMMARY

The parasitological analysis in 12 populations of litoral snails of the genera *Hydrobia* and *Littorina* was carried out. The difference of infection rate in males and females of snails is recovered in some cases.

The monitoring of heavy infected populations of *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* during 8 years gave the possibility to observe the dynamics of parasite distribution in different age groups of hosts. The distribution of the most numerous trematode *Microphallus piriformes* in males and females of snails is different. The discussion on the biological sense of the parasite's strategy in relationships with heterosexual specimens of host is based on the data on the reproductive structure of the host populations.